

# 利用扫描电镜对 *Pseudoclimacograptus* (*Undulograptus*) *formosus* Mu et Lee 的再研究

陈旭

韩乃仁

(中国科学院南京地质古生物研究所)

(桂林冶金地质学院)

自从穆恩之、李积金(1958)发表了浙西宁国页岩中的攀合笔石之后,中国阿伦尼克期(Arenigian)的有轴攀合笔石引起了广泛的注意。因为它们是最早的双列有轴笔石,见于 *Cardiograptus amplus* 带和 *Glyptograptus austrodentatus* 带,其中的假栅笔石(*Pseudoclimacograptus*)后来在更早的 *Azygograptus suecicus* 带发现(葛梅钰,1964)。笔者曾研究过广西阿伦尼克期 *D. abnormis* 带顶部 *C. amplus* 带的 *Exigraptus* 和 *Glyptograptus*, 讨论了双列有轴笔石的起源,但未获得保存为立体状态的良好标本。1980年,笔者之一(韩乃仁)在浙西江山横塘宁国组 *Cardiograptus amplus* 带采获一些黄铁矿化的笔石立体标本,并对其中的 *Pseudoclimacograptus formosus* Mu et Lee 进行了扫描电镜摄影,个别标本是用电子探针二次电子图像成像。*P. formosus* Mu et Lee 一种,目前在最早出现的 *Pseudoclimacograptus* 中是最重要的。本文着重讨论由扫描电镜提供的 *P. formosus* 的始端发育类型,并讨论了它的分类位置。Boucek (1973) 提出以 *P. formosus* Mu et Lee 为标准种建立一个亚属,即 *Pseudoclimacograptus (Undulograptus)*, 后来 Jenkins (1980) 将 *Undulograptus* 提升为属,并把 *Glyptograptus austrodentatus* Harris et Keble 一类雕笔石都归入 *Undulograptus*。1986年秋,笔者之一(陈旭)访问了澳大利亚维多利亚博物馆,

对 *G. austrodentatus* 的模式标本进行了观察并绘制图像,发现 Jenkins 的这一意见失实过远。因此笔者在本文中也将它们作了详细的比较和讨论。

本文所附标本图像,均系化工部地质研究所 PSEM500× 型电子显微镜扫描摄影。由于这一型号电镜扫描面积较大,性能较好,因此得以研究个体较大的标本。电子探针照片是由北京铀矿地质研究所提供的。本文其它研究费用均系国家自然科学基金委员会 48600911 项资助项目提供。笔者感谢澳大利亚维多利亚博物馆 D. Holloway 博士提供 *G. austrodentatus* Harris et Keble 的模式标本。本文初成后承穆恩之老师审阅并提出宝贵意见,不想脱稿时老师竟与世长辞,笔者谨以此文致深切怀念。

## 一、*Pseudoclimacograptus* (*Undulograptus*) *formosus* 的发育类型

Bulman (1970) 提出在双列有轴的双笔石科分子中,当时能确切地和完全地了解笔石体始端发育类型的只有 15 种。它们都是扁芽式的发育型式(platycalycal),即笔石体始端胞管都发育在笔石体的反面,或胎管的一侧,双芽胞管为第一枝的第二个胞管(th<sub>2</sub>),Bulman (1970)以 *dentatus* 阶期作为它们的代表。即使在双笔石类的一般发育类型(generalized diplo-

graptid)中,双芽胞管也是  $th_2$ 。穆恩之、李积金(1958)发表 *Pseudoclimacograptus formosus* 一种时,认为其始端发育类型也与双笔石类的一般类型一致,  $th_2$  是双芽胞管(穆恩之等, 1958,插图 12c,即本文插图 2b)。在研究本文材料的同时,笔者又重新研究了他们的模式标本,发现模式标本中保存反面的几个立体标本,始端保存还不够清楚,影响了他们对笔石体始端发育类型的复原。此外, Bulman (1973)把 *Pseudoclimacograptus* 再分为两个亚属时,也都把  $th_2$  作为双芽胞管,但是他只根据两个波希米亚的种,即 *P. (Pseudoclimacograptus) klavensis* Boucek 和 *P. (Undulograptus) paradoxus* (Boucek), 而这两个种都产自较高的层位,即 Llanvirnian 期的 Šárka 组。

当前材料中有一个反面标本,保存了完整的笔石体始端(插图 1),可以清楚的看出其双芽胞管并不是  $th_2$  而是  $th_3$ 。这一标本经用扫描电镜观察,提供了 *P. (Undulograptus) formosus* Mu et Lee 始端发育类型的确切证据。看来,穆恩之、李积金(1958)对 *P. (Undulograptus) formosus* 始端发育型式的复原(插图 2b)可以按当前的材料作出修正。如插图 1 和 2c 所示,笔石体的前两对胞管,分别都由各自的前一个胞管的始端生出。因此,在立体标本上,

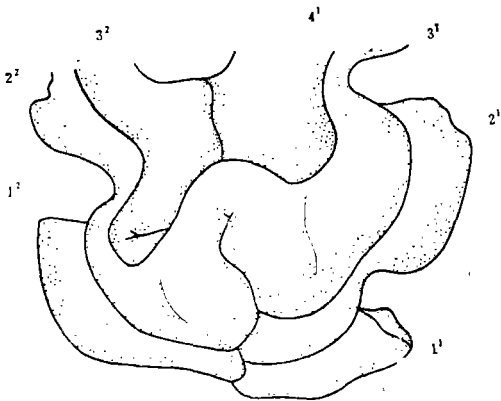


插图 1 *Pseudoclimacograptus (Undulograptus) formosus* Mu et Lee 的笔石体始端 (Proximal end of rhabdosome) (据图版 I 图 3 清绘,登记号: 103947)

前两对胞管的始部都相互重叠保存,双芽胞管( $th_2$ )近始端分别生出  $th_3$  和  $th_3'$ ,它们自双芽胞管( $th_2$ )分出的位置相隔很近(插图 2)。

*P. (Undulograptus) formosus* Mu et Lee 始端发育类型的复原表明,出现早的双列有轴笔石的发育类型并不一定就比出现晚的简单。笔石体的始端发育类型最早是由 Bulman (1936)提出来的,他当时提出五种生长型式,并

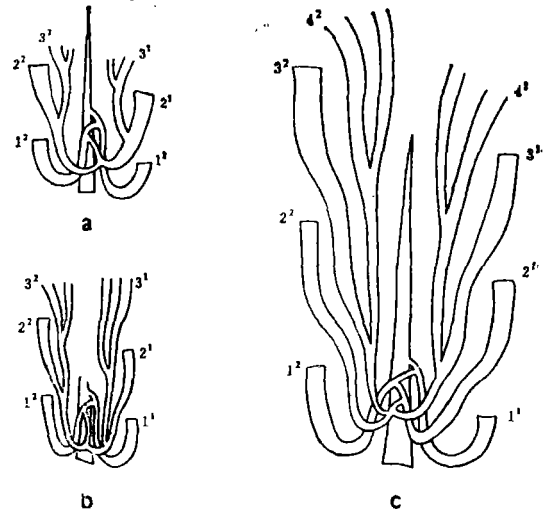


插图 2 *P. (Undulograptus) formosus* Mu et Lee 始端发育类型的图解 (Scheme showing development type of proximal end)

a. *Glyptograptus austrodentatus oelandicus* Bulman, 据 Bulman(1963)插图 2a; b. *P. (Undulograptus) formosus* Mu et Lee, 据穆恩之等(1958)插图 12c; c. 据当前材料恢复 *P. (Undulograptus) formosus* Mu et Lee 的始端发育类型。

分出一系列的生长阶段。总的来说,是由简单低级到复杂高级,双芽胞管逐次向后推移,生长点逐次上移,横管逐次增多,这个被作为笔石演化的一个主要趋向,一直被引用了四十年。在此期间,不少笔石工作者不断发现一些笔石的始端发育类型并不只是这样一个简单的规律,但都被视作特例,没有加以充分重视。Cooper 和 Fortey (1982)提出,一般通称的笔石始端生长型式包括三个内容,即发育类型 (development type), 发育方式 (development mode) 和始

端构造(proximal structure)。发育类型是指始端胞管出芽的顺序;发育方式是指胞管发生自母胞管的右侧或左侧;而始端构造是指笔石体始端胞管的生长方向和排列。Cooper 和 Fortey (1982)认为,由于笔石体始端发育类型的材料,特别是孤立标本的不断发现, Bulman 提出的传统顺序需要重新认识和修正。例如 Bulman (1932, 1936)一直认为等称笔石式 (isograptid type)比较高级,是从均分笔石式 (dichograptid type)演变而来的,但是 Cooper 和 Fortey (1982)认为均分笔石式中的 *artus* 类型 (Llanvirnian) 是由 Arenigian 下垂的等称笔石类型演变而来,正好与 Bulman 提出的传统顺序相反。

笔者认为,这种和 Bulman 提出的传统顺序相反的规律可能不仅限于均分笔石类。Cooper 和 Fortey (1982) 声明,他们限于材料,

并没有对双笔石类的发育类型进行过详细研究,根据以前所发表的材料来看,他们认为双笔石类型 (diplograptid type) 可能包括两种,即 diplograptid I 和 diplograptid II, 前者以  $th_2^1$  为双芽胞管, 后者以  $th_2^2$  或更晚的胞管为双芽胞管。 *P. (Undulograptus) formosus* Mu et Lee 产自 Arenigian 中期的 *Cardiograptus amplus* 带,是一种最早出现的假栅笔石,也是最早出现的双笔石科的笔石之一,但这个出现很早的假栅笔石却具有以  $th_2^1$  为双芽胞管的“较高级”的发育类型,相反大都出现于 Arenigian 晚期至 Llanvirnian 以及更晚的双笔石类,却大都具有  $th_2^2$  为双芽胞管的“较原始”的发育类型,这又与 Bulman 提出的传统顺序相反。虽然目前尚没有足够的材料证实 *P. (Undulograptus) formosus* 的直接后裔是否是一个发育类型比较原始的种,但是该种的发育类型

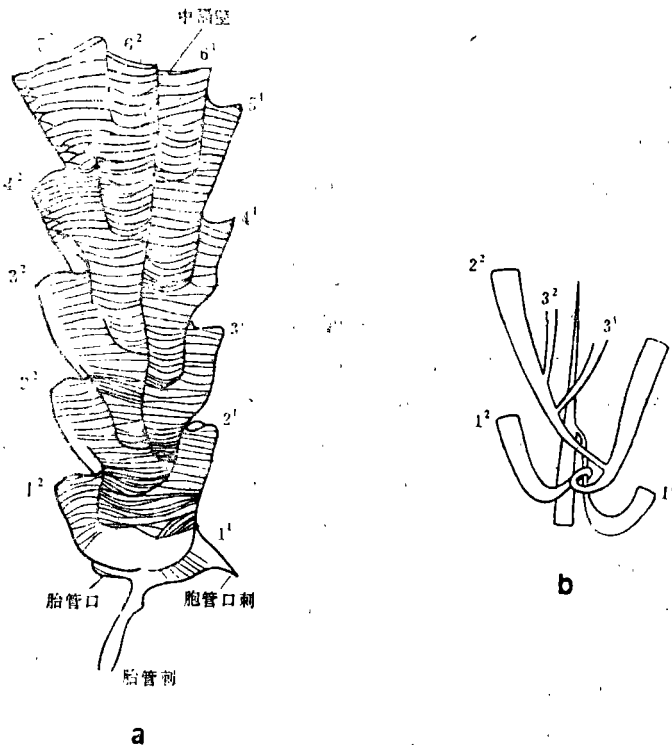


插图3 *Glyptograptus dentatus* (Brongniart) 的始端发育类型 (Development type of proximal end)

a. 据 Skevington (1965); b. 据 Bulman (1963)

( $th_2$  为双芽胞管)的确定,对研究整个双笔石发育类型是十分重要的。

有意思的是一直视为双笔石发育类型的代表,即 Bulman (1936, 1970) 的 *dentatus* 阶段的发育类型,却被 Bulman 本人作过前后不同的解释。他在一些代表性的著作中 (Bulman, 1936, 1955, 1970) 一直把 *dentatus* 阶段笔石的  $th_2$  作为双芽胞管。*Glyptograptus dentatus* (Brongniart) 的孤立标本由 Skevington (1965, fig. 62; 即本文插图 3 a) 发表。而 Bulman (1963, fig. 1; 即本文插图 3 b) 据此标本所作的始端发育类型图解,却明确标明  $th_2$  是双芽胞管。笔者认为,从 Skevington (1985) 的标本来看,  $th_2$  的确有可能是双芽胞管,与当前 *formosus* 的发育类型相比较,  $th_2$  是双芽胞管这一点是相同的,但 *dentatus* 第 3 对胞管从双芽胞管  $th_2$  生出的生长点较高,比 *formosus* 更高级一些。

## 二、*Pseudoclimacograptus* (*Undulograptus*) *formosus* 的分类位置

假栅笔石属 (*Pseudoclimacograptus*) 由 Pribyl (1947) 建立以来,不少作者讨论过它的分类。穆恩之等 (1962) 最早把此属分为两个组,即 *scharenbergi* group 和 *formosus* group。其后 Bulman 和 Rickards (1968) 把它再分为三个亚属,即 *P. (Pseudoclimacograptus)* Pribyl 1947, 模式种 *Climacograptus scharenbergi* Lapworth; *P. (Metaclimacograptus)* Bulman et Rickards 1968, 模式种 *Diplograptus hughesi* Nicholson; *P. (Clinoclimacograptus)* Bulman et Rickards 1968, 模式种 *P. (C.) retroversus* Bulman et Rickards。

Boucek (1973) 认为, Bulman 和 Rickards 的亚属 *P. (Metaclimacograptus)* 就是 *P. (Pseudoclimacograptus)* 的直接后裔,不必另立亚属。他把假栅笔石属分为两个亚属,即: *P. (Pseudoclimacograptus)* Pribyl 1947, 模式种

*Climacograptus scharenbergi* Lapworth; *P. (Undulograptus)* Boucek 1973, 模式种 *P. formosus* Mu et Lee。笔者在研究贵州桐梓韩家店兰多维利世的笔石时,也对假栅笔石的分类进行过讨论 (陈旭等, 1978), 建议将其分为三个组,即:

*scharenbergi* group, 模式种 *Climacograptus scharenbergi* Lapworth

*formosus* group, 模式种 *P. formosus* Mu et Lee

*undulatus* group, 模式种 *C. undulatus* Kurck

陈旭等 (1978) 认为 Bulman 和 Rickards 的 *P. (Clinoclimacograptus)* 可能就是 *Pseudoglyptograptus*, 而 *P. (Metaclimacograptus)* 一部分属于 *scharenbergi* 组,一部分属于 *undulatus* 组,因此这一亚属的含意不明确。

1980 年, Jenkins 在论及假栅笔石时提出,假栅笔石 (*Pseudoclimacograptus*) 应该只限于 *scharenbergi* 一类,这类笔石的特点是笔石体中隔壁折曲,胞管具有明显的膝角 (Jenkins, 1980)。他认为 *formosus* 一类中隔壁弯曲,但并不折曲,胞管也不具明显的膝角,因此不是假栅笔石,应该独立成属,称为波曲笔石属 (*Undulograptus*)。仍以 *P. formosus* Mu et Lee 为此属的模式种,其实 *formosus* 一类和 *scharenbergi* 一类的中间隔壁不同是大家都承认的。*formosus* 一类的胞管膝角的确没有 *scharenbergi* 一类明显,但仍然存在,仍不失为栅笔石式胞管,就是在栅笔石属 (*Climacograptus*) 内也有不少种的胞管不见明显的膝角。笔者认为就目前的材料来看, Boucek (1973) 的两个亚属仍然是可取的,这两个亚属也即穆恩之等 (1962) 的两个组。至于陈旭等 (1978) 的 *undulatus* 组是否也可以成立亚属,尚有待进一步研究。

另一个重要问题是, Jenkins (1980) 在讨论 *Glyptograptus austrodentatus* Harris et Keble 的分类时,认为 *G. austrodentatus* 这一类雕笔石和 *P. (Undulograptus)* 笔石体始端构造相同,都是卷胚芽式 (streptoblastic), 即笔石体

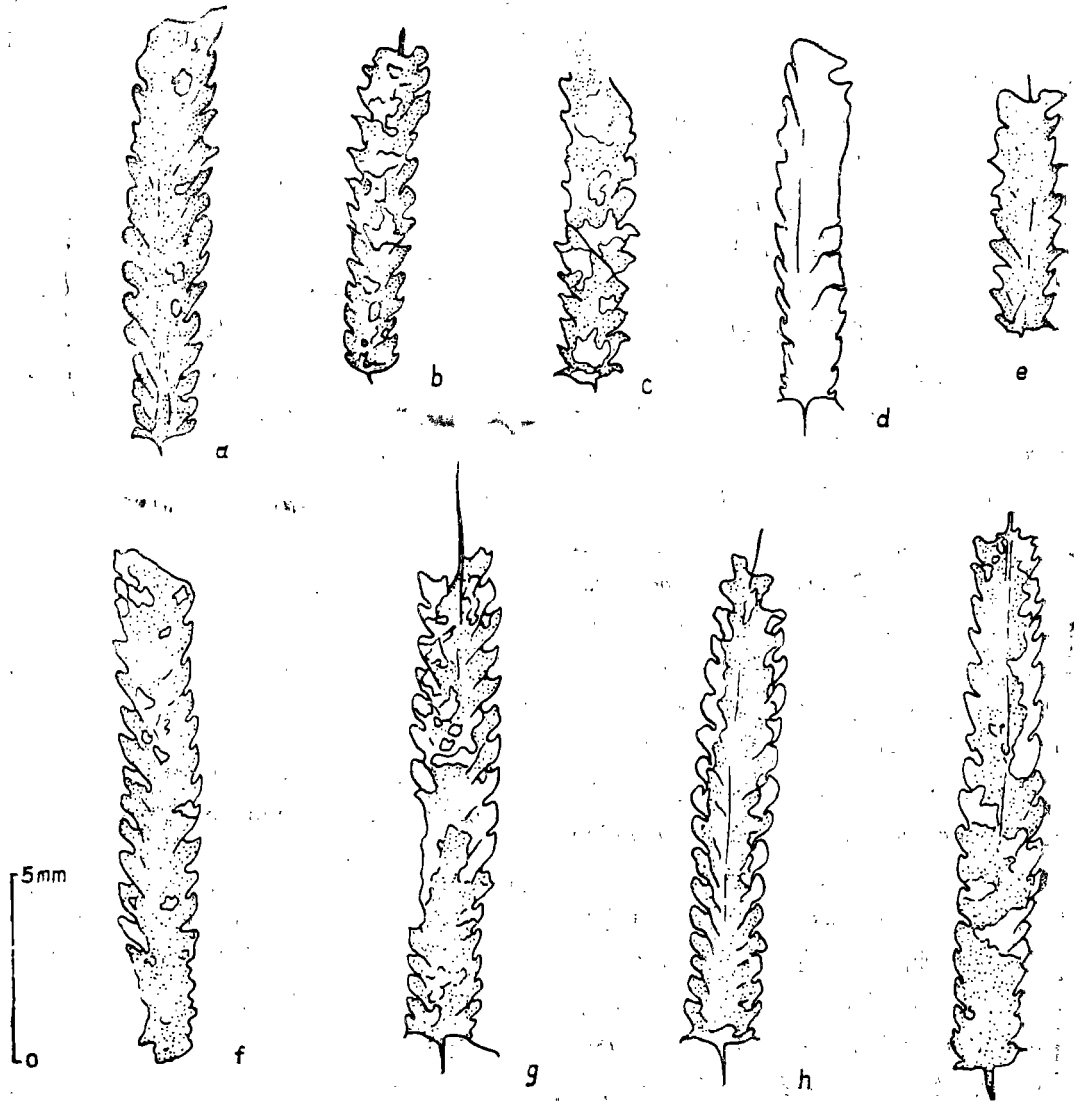


插图 4 *Glyptograptus austrodentatus* Harris et Keble 的模式标本(据保存在澳大利亚维多利亚博物馆的模式标本绘制)

a. 共模标本 (Syntype), 标本号: P14375 (即 Harris and Keble, 1932, pl. 5, fig. 4)。标本采自 Lancefield, Victoria。 b. 共模标本。标本号: P26447 (即 Harris and Keble, 1932, text-fig. 3)。产地同上。 c. 副模标本。标本号: P26447 (即 Harris and Keble, 1932, text-fig. 2)。与前一标本保存在同一个面上。 d. 标本号: P31982 (即 Harris and Thomas, 1935, pl. 3, fig. 2)。标本采自 Sedgwick, Victoria。 e. 标本号: P31993 (即 Harris and Thomas, 1935, pl. 3, fig. 1)。标本采自 Stathfieldsaye, Victoria。 f. 标本号: P31980 (即 Harris and Thomas 1935, pl. 3, fig. 4)。标本采自 Sedgwick, Victoria。 g. 标本号: P31981 (即 Harris and Thomas, 1935, pl. 3, fig. 3)。产地同上。 h. 标本号: P37375。与标本 P31980 在同一个面上。 i. 标本号: P34862 (即 Harris and Thomas, 1935, pl. 3, fig. 5)。产地同上。

始端胞管的始部向下生出 (Bulman, 1970), 而且胞管都不见膝角, 因此认为 *austrodentatus* 一类的雕笔石都应属于波曲笔石 (*Undulograptus*)。这样, Jenkins (1980) 就把原来只有少数几个种的 *P. (Undulograptus)* 一下扩大成了包括 12 个种的属, 这是笔者与他的主要分歧。由于 Jenkins (1980) 本人声称已重新研究过澳大利亚和英国的 *austrodentatus* 一类雕笔石

的全部模式标本,因此更引起了各国笔石工作者的注意。1986年笔者之一(陈旭)对 Harris 和 Keble (1932) 以及 Harris 和 Thomas (1935)前后发表的 *Glyptograptus austrodentatus* 全部模式标本进行了观察,并绘制图像(插图4)。从这些 *G. austrodentatus* Harris et Keble 的模式标本来看,它们的胞管是雕笔石式胞管,笔石体第一对胞管横向伸出,至末端才急转向上,具有膝刺和口刺,在所有这些模式标本上都没有见到波状弯曲的中隔壁,当然这可能是因为这些模式标本都是薄膜标本,中隔壁和胞管形态都保存不够真实的缘故。但是 *austrodentatus* 的胞管仍不失其雕笔石式胞管的性质,不能归入假栅笔石中去。笔者在研究本文标本的同时,也研究了几个 *Glyptograptus sinodentatus* Mu et Lee 的电镜扫描图像,它们也产在 *C. amplius* 带。这些标本的中隔壁也存在着不同程度的弯曲,但它们的胞管性质仍是雕笔石式,所以也不能归入假栅笔石属。有意思的是有的 *G. sinodentatus* 标本经扫描电镜揭示,其始端发育类型也和 *Pseudoclimacograptus formosus* Mu et Lee 接近,可惜标本保存还不够理想,未能象本文论及的 *P. formosus* 那样可以明确的判别双芽胞管。因此笔者等将在获得更佳的材料后再另文发表。Jenkins 附有一个“*Undulograptus austrodentatus*”的图像(Jenkins, 1980, fig. 1),从图像来看应该是 *P. (Undulograptus) formosus* Mu et Lee。澳大利亚维多利亚州的 *G. austrodentatus* 大都产自 Darriwilian 上部的 *austrodentatus* 带(D<sub>2</sub>),而 Jenkins 的标本(1980, fig. 1, S. M. A. 51688)产自 Darriwilian 下部(D<sub>1</sub>),这一产出层位与我国浙西 *P. (Undulograptus) formosus* Mu et Lee 的产出层位倒是一致的。

Jenkins (1980) 批评了许多主张双笔石类起源于等称笔石类的说法,认为他们证据不足。他从 *P. (Undulograptus)* 和 *Macandrog-raptus schmalensei* Moberg 在形态上的相似性,大胆地设想 *Macandrog-raptus* 两枝如果向

上攀合在一起就可以演变成 *P. (Undulograptus)*。这种提法不但没有标本作为证据,而且全然不考虑笔石体的攀合和始端发育类型和始端构造,作为设想也过于简单了。

### 三、种的描述

**双笔石科 Diplograptidae Lapworth, 1873**  
**假栅笔石属 Genus *Pseudoclimacograptus***  
**Pribyl, 1947**

**波曲笔石亚属 Subgenus *Pseudoclimacograptus (Undulograptus)* Boucek,**  
**1973**

**模式种 *Pseudoclimacograptus formosus* Mu et Lee, 1958**

**属征** 双列有轴笔石,中隔壁波状弯曲,栅笔石式胞管,具明显或不明显的膝角。口穴平,椭圆形,膝上腹缘直或微向外凸,膝下腹缘弯曲。 $th_2^2$  或  $th_2^1$  为双芽胞管。

**美丽波曲笔石 *Pseudoclimacograptus (Undulograptus) formosus* Mu et Lee**

(图版1,图1—4;插图1)

1958 *Pseudoclimacograptus formosus* Mu et Lee, 穆恩之、李积金,406页,图版5,图6—13,插图10—12。

1980 *Undulograptus austrodentatus* Jenkins, fig. 1.

**材料** 共有3个黄铁矿化的立体标本。

**描述** 笔石体小,长度一般不超过10mm。笔石体的始端宽度为0.7—0.8mm,至笔石体中部逐渐增至最大宽度1—1.3mm,此宽度保持至笔石体的末端。

胎管细长,达3.7mm,而胎管口部宽仅0.3mm。亚胎管部分可见明显的纺锤层,胎管刺细而劲直。第一个胞管( $th_1^1$ )似由亚胎管的始部生出,沿胎管壁向下伸出至胎管口部弯曲向外、向上,第二枝的第一个胞管( $th_2^1$ )则从  $th_1^1$  的始端生出,与  $th_1^1$  对等,构成宽缓的笔石始端。第一枝的第二个胞管( $th_2^2$ )则从  $th_2^1$  的始端生出;第二枝的第二个胞管( $th_3^2$ )仍从  $th_2^2$  的始端生出,但很快就分出  $th_3^1$  和  $th_3^2$ ,为双芽胞管。由于  $th_3^1$  和  $th_3^2$  自双芽胞管( $th_2^2$ )生

出的部位十分接近, 因此这两个胞管的始部和双芽胞管的始部往往特别凸出。

胞管细长而弯曲, 成双“S”形, 膝上腹缘直或微向外凸出, 口穴平而大, 成椭圆形, 占笔石体宽度的 1/4。胞管间掩盖 2/3, 在 5mm 长度内有 5 个胞管。中隔壁作波状弯曲, 与两列交错排列的弯曲胞管一致, 但中轴则较为劲直, 伸出笔石体末端之外。

**产地层位** 浙江江山横塘; 宁国组 *Cardiograptus amplus* 带。

## 参 考 文 献

- 陈旭, 1982: 桂北兴安早奥陶世的 *Exigraptus* 和 *Glyptograptus* 并论双列有轴笔石的起源。古生物学报, 21(5): 505—514。
- 葛梅钰, 1964: 浙江昌化、诸暨、绍兴等地奥陶纪笔石地层。中国科学院地质古生物研究所集刊, 地层文集 1 号, 98—125 页。科学出版社。
- 穆恩之、李积金, 1958: 浙西江山、常山一带宁国页岩中的攀合笔石。古生物学报, 6(4): 391—427。
- 、葛梅钰、尹集祥, 1962: 祁连山的笔石。祁连山地质志, 4 卷, 2 分册, 1—127 页。科学出版社。
- Boucek, B., 1973: Lower Ordovician graptolites of Bohemia. Academia Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences, 198 pages.
- Bulman, O. M. B., 1932: On the graptolites prepared by Holm. pt. I. Certain 'Dipterid' graptolites and their development. -Arkiv for Zoologi, 24A (8): 1—45.
- , 1936: On the graptolites prepared by Holm. pt. VII: The graptolite fauna of the Lower *Orthoceras* limestone of Hälludden, Oland and its bearing on the evolution of the Lower Ordovician graptolites. -Arkiv for Zoologi, 28A (17): 1—107.
- , 1955: Graptolithina. In Moore, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, pt. V, 358 pages. -Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press.
- , 1970: Graptolithina with sections on *Enteropneusta* and *Pterobranchia*. In Teichert, C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology. pt. V. -Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas, Press.
- and Rickards, R. B., 1968: Some new diplograptids from the Llandovery of Britain and Scandinavia. -Palaeontology, 11(1): 1—15.
- Cooper, R. A. and Fortey, R. A., 1982: The Ordovician graptolites of Spetsbergen. -Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist. Geology), 36(3): 1—302.
- Harris, W. J. and Keble, R. A., 1932: Victoria graptolite zones with correlations and descriptions of species. -Proc. Roy. Soc. Vict., 44(1): 25—48.
- Harris, W. M. and Thomas, D. E., 1935: Victoria graptolites (new series) pt. 3. -Proc. Roy. Soc. Victoria, 47 (2): 288—313.
- Jenkins, C., 1980: *Macandrogriaptus schmalenseeii* and its bearing on the origin of the diplograptids. -Lethaia, 13(4): 289—302.
- Skevington, D., 1965: Graptolites from the Ontikan limestones (Ordovician) of Oland, Sweden. II. Graptoloides and Graptovermida. -Publ. Pal. Inst. Univ. Uppsala, 63: 1—74.

# SEM EXAMINATION ON *PSEUDOCCLIMACOGRAPTUS (UNDULOGRAPTUS) FORMOSUS* MU ET LEE

Chen Xu

(Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica)

Han Nai-ren

(Guilin College of Geology and Metallurgy)

## Summary

In the recent years, different types of scanning electron microscope have been selected by the writers to examine the three-dimensional graptolite specimens, especially the PSEM 500× SEM,

which have provided good results from photographing the proximal end of the rhabdosome in *Pseudoclimacograptus (Undulograptus) formosus* Mu et Lee. The pyritic specimens of this species

were collected by one of the writers (Han) in 1980 from the *Cardiograptus amplus* Zone of Hengtang, a small village of Jiangshan county in western Zhejiang.

Bulman (1970) reviewed that the proximal ends were completely known in only 15 species of Diplograptidae which were all platycalycal with  $th_1^1$  as their dicalycal theca; he also defined the *dentatus* stage as the representative stage of this development. Even in his generalized diplograptid, the dicalycal theca is the same one ( $th_1^1$ ). Earlier, Mu En-zhi and Lee Ji-jin (1958) recognized that  $th_2^1$  is the dicalycal theca in their *Pseudoclimacograptus formosus* (1958, Text-fig. 12c; Text-fig. 2b in the present paper). The writers restudied the type specimens of this species and found that the proximal ends of these specimens were not completely and finely preserved, and this might hinder them from recognizing the development type of the proximal end. Boucek (1973), another author to restore the development type of *Pseudoclimacograptus*, recognized that  $th_1^1$  was the dicalycal theca; however, his reconstruction was based upon *P. (Pseudoclimacograptus) klabavensis* Boucek and *P. (Undulograptus) paradoxus* (Boucek) from the Sarka formation (Llanvirnian) of Bohemia.

SEM photographs of a reversed specimen bearing a complete and fine proximal end of the rhabdosome and obtained from the present material provide a significant development type of *P. (Undulograptus) formosus* Mu et Lee, indicating that the dicalycal theca is  $th_2^1$  (Text-fig. 1). The first two pairs of thecae grew out of the proximal parts of their respective ancestors, while  $th_1^1$  and  $th_2^1$  grew out of the proximal end of the dicalycal theca ( $th_2^1$ ) with the buds of these two thecae closely arranged (Text-fig. 2). Cooper and Fortey (1982) defined the schemes of the proximal development type, development mode, and proximal structure, among which the scheme of development type was only referred to the budding sequence of the proximal thecae, the scheme of development mode was related to the origin of a theca with indications of being right- or left-handed, while the scheme of proximal structure

employed the growth directions and arrangement of the proximal thecae. Since the isolated specimens have been studied all the more, Bulman's classic sequence of development types and their supposed phyletic relationships should be revised and redefined. Cooper and Fortey (1982) revised the relationship between isograptid type and dichograptid type. The decalycal thecae ( $th_2^1$ ) in *P. (Undulograptus) formosus* Mu et Lee might imply the possibility to revise Bulman's classic sequence of development types in diplograptids, because *P. (Undulograptus) formosus* occurred in *Cardiograptus amplus* Zone while a majority of diplograptids bearing a decalycal theca ( $th_1^1$ ) occurred in the strata of late Arenigian to Llanvirnian.

It is of interest that different diagrams of the *dentatus* stage had been designed by Bulman (1936, 1955, 1970) who defined that  $th_1^1$  was the decalycal theca of *dentatus*. Based on the isolated specimen of *Glyptograptus dentatus* (Brongniart) (Skevington, 1965, fig. 62; text-fig. 3a in the present paper), Bulman (1963, fig. 1; text-fig. 3b in the present paper) indicated that  $th_2^1$  was the decalycal theca. It seems that both of *dentatus* and *formosus* possess the same decalycal theca  $th_2^1$ . However, the growth point of the third theca in *dentatus* is higher than in *formosus*.

Since the erection of the genus *Pseudoclimacograptus* by Pribyl (1947), Mu et al. (1962) were the earliest authors to subdivide this genus, with Mu's proposal of two informal units, *scharenbergi* group and *formosus* group. Subsequently, Bulman and Rickards (1968) subdivided this genus into three subgenera, namely *P. (Pseudoclimacograptus)* Pribyl 1947 (type species: *Climacograptus scharenbergi* Lapworth), *P. (Metaclimacograptus)* Bulman et Rickards 1968 (type species: *Diplograptus hughesi* Nicholson), and *P. (Clinoclimacograptus)* Bulman et Rickards 1968 [type species: *P. (C.) retroversus* Bulman et Rickards]. Boucek (1973) was of the opinion that since *P. (Metaclimacograptus)* evolved directly from *P. (Pseudoclimacograptus)*, it did not deserve to be classified as higher than a subgenus; he proposed two subgenera, namely, *P. (Pseudoclimacograptus)* Pribyl 1947 (type species: *C. scharenbergi* Lapworth) and



*P. (Undulograptus)* Boucek 1973 (type species: *P. formosus* Mu et Lee). Later, Chen Xu and Lin Yao-kun (1978) suggested three groups to be included in *Pseudoclimacograptus*, with a new group, *undulatus* group (type species: *C. undulatus* Kurck), added to Mu's (1962) classification, and they pointed out that *P. (Clinoclimacograptus)* Bulman et Rickards 1968 was probably the same as *Pseudoglyptograptus* and *P. (Metaclimacograptus)* including the species belonging to *scharenbergi* group and *undulatus* group respectively.

In 1980, Jenkins (1980) raised the subgenus *P. (Undulograptus)* to a genus rank, with the conclusion that *Undulograptus* might be easily distinguished from *Pseudoclimacograptus* by the lack of thecal geniculation and of a sharply zig-zagged medium septum, but with the presence of a high degree of thecal overlap. It seems to the writers that even *Undulograptus* possesses various differences from *Pseudoclimacograptus*, though the thecae of these two subgenera are all climacograptid. Therefore, it is acceptable to classify *P. (Undulograptus)* as a subgenus (Boucek, 1973). Jenkins (1980) enlarged *Undulograptus* as a genus to include the *austrodentatus* group, glyptograptids, with the stress that *austrodentatus* glyptograptids shared the common features with *Undulograptus*

in the streptoblastic proximal ends and the thecae without distinguishable genicula. In the fall of 1986, one of the writers (Chen) examined the type specimens of *Glyptograptus austrodentatus* Harris et Keble in the National Museum of Victoria (text-fig. 4); all the specimens possessed the glyptograptid type of theca. In addition, Jenkins (1980, fig. 1) identified a three-dimensional specimen from Parish of Sedgwick, Victoria, which was *P. (Undulograptus)*, but not *austrodentatus*.

Jenkins (1980) criticized Thomas (1960) and other's suggestions on the isograptids as a possible ancestral group for the diplograptids. He proposed a number of distinctive morphological similarities between the very early diplograptids (*Undulograptus*) and the upper Arenig, Scandinavian, biramous species *Maendrograptus schmalensei* Moberg. However, there are no evidences to link up these two groups which are completely different in the scandent or biramous rhabdosomes and the proximal ends of the rhabdosomes.

Acknowledgements: The writers express their thanks to the Late Professor Mu En-zhi for his guidance, and to Dr. D. Holloway of the National Museum of Victoria for the loan of the type material of *Glyptograptus austrodentatus* Harris et Keble.

## 图 版 说 明

所有标本均保存在中国科学院南京地质古生物研究所。标本均产自浙江省江山横塘下奥陶统宁国组 *Cardiograptus amplius* 带 (野外号 TJ109)。

### 图 版 I

- 1—4. *Pseudoclimacograptus (Undulograptus) formosus*  
Mu et Lee

1. ×60, 登记号: 103947; 3. ×80, 图 1 标本的放大;  
2. ×45, 登记号: 103949; 4. ×30, 登记号: 103949。  
所有标本均为反面标本。图 2、4 所示笔石体始端已部分脱落。

